4 月 April
2019, 62(4): 516 – 526
昆 虫 学 报
ACTA ENTOMOLOGICA SINICA
http://www.insect.org.cn
doi: 10.16380/j.kcxb.2019.04.013

双翅目昆虫传粉研究进展

武鹏峰, 郑 国*

(沈阳师范大学生命科学学院, 沈阳 110034)

摘要: 昆虫传粉不仅在自然生态系统中发挥着十分重要的作用,也和农业生态系统中产量密切相关。众所周知,膜翅目昆虫是最重要的传粉昆虫。双翅目昆虫分布广,物种多,数量大,也是一类十分重要的传粉昆虫,但其传粉作用未受到足够的重视。本文主要综述了双翅目传粉昆虫的主要种类、传粉效力、传粉特征、与植物的协同进化以及双翅目昆虫传粉的生态学意义。据记载双翅目昆虫中至少有 71 个科涉及虫媒种类,目前有资料显示访花昆虫类群中双翅目约有 54 417 种,按涉及的种数排序居于昆虫纲传粉昆虫目中第 4 位。尽管双翅目昆虫单次访问可携带花粉量相对较少(相比于膜翅目),但是较高访问速率及庞大的个体数量,保证了其作为有效传粉者的地位。传粉综合征能够有效揭示植物与传粉者的协同进化关系,尤其是对一些专化传粉现象(如五味子科-瘿蚊系统)和泛化传粉的深入研究,更加深了我们对协同进化的理解。就生态学意义而言,一方面双翅目传粉昆虫是膜翅目传粉昆虫的有益补充,另一方面在一些特殊环境中,双翅目昆虫具有不可替代的作用。当前传粉昆虫(包括双翅目)数量急剧下降,而且双翅目昆虫的传粉价值还利用较少。结合我国当前的研究现状提出了以下未来研究重点:1)加深双翅目传粉效力和适应意义的案例研究以明确双翅目昆虫在传粉体系中的地位;2)加强栖息地格局变化与昆虫多样性的研究以明确栖息地改变对昆虫的影响程度;3)梳理访花和传粉、专化传粉和泛化传粉等关系以更加明确双翅目昆虫在与植物协同进化中的作用;4)逐步深入探讨花粉浪费和花粉竞争以探究传粉策略和植物繁殖策略。这些努力将为双翅目传粉昆虫的知识普及、资源保护与利用研究等方面提供参考。

关键词: 双翅目; 访花昆虫; 传粉; 协同进化; 传粉效力; 传粉策略

中图分类号: Q968 **文献标识码**: A **文章编号**: 0454-6296(2019)04-0516-11

Progress in pollination by dipteran insects

WU Peng-Feng, ZHENG Guo* (College of Life Science, Shenyang Normal University, Shenyang 110034, China)

Abstract: Pollination is a very important link in natural ecosystem, and it is also a key step related with the yield in agricultural ecosystem. As well known, hymenopterans are the most important pollinating insects. In fact, dipterans are also important pollinators due to the advantages of wide distribution, diverse richness, and enormous abundance. Yet the pollination by dipterans has not been paid enough attention. In this article we mainly summarized the main dipteran pollinators, the pollination effectiveness and pollination features of dipteran insects as pollinators, their coevolution with plants, and the ecological meaning of pollination by dipteran insects. It is recorded that at least 71 families of Diptera are involved in entomophily, and new evidence indicates that there are about 54 417 species of Diptera among flower-visiting insects, ranking the 4th in the orders of Insecta involved in entomophily based on the number of

基金项目: 辽宁省重点研发计划项目(2018103004); 辽宁省高等学校创新人才支持计划项目(LR2016005); 辽宁省自然科学基金(20170540816); 辽宁省教育厅一般项目(LQN201701); 沈阳师范大学重大孵化项目(ZD201521)

作者简介: 武鹏峰, 男, 1980 年 11 月生, 山西太原人, 博士, 讲师, 研究方向为昆虫生态学及生物保护, E-mail: xiaowu8181@126.com

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: zhengguo@synu.edu.cn

收稿日期 Received: 2018-12-01; 接受日期 Accepted: 2019-01-19

species involved. Although dipteran insects carry relatively less pollen on a single visit (compared to Hymenoptera), high visitation rate and enormous individuals ensure their position as effective pollinators. Pollination syndromes can effectively reveal the co-evolutionary relationship between plants and pollinators. Especially in recent years, the in-depth study of specialized pollination (*e. g.* Schisandraceae and midge system) and generalized pollination has deepened our understanding of coevolution. In terms of ecological meaning of pollination, on the one hand, dipteran insects are beneficial supplement to Hymenoptera, and on the other hand, in some special environments dipteran insects can play an irreplaceable role. At present the number of pollinating insects (including Diptera) has declined sharply, while the pollination value of dipteran insects is still less utilized. According to the current research situation in China, we put forward the following aspects as the future research focus: i) deepening case studies on the effectiveness and adaptability of dipteran insects as pollinators in order to determine the position of dipteran insects in pollination system; ii) strengthening the studies on habitat pattern change and insect diversity in order to clarify the impact of habitat change on insects; iii) sorting the relationship between flower-visiting and pollination, specialized pollination and generalized pollination in order to clarify the role of dipteran insects in the co-evolution with plants; and iv) gradually deepening the investigation of pollen waste and pollen competition in order to explore pollination strategies and plant reproductive strategies. All these efforts will be helpful for knowledge popularization, conservation and further utilization of Diptera as a pollinating group.

Key words: Diptera; flower-visiting insects; pollination; coevolution; pollination effectiveness; pollination strategy

互利共生是自然界普遍存在的一种关系，共生的双方都能够从系统中获得报酬。传粉系统是互利共生关系中的重要代表，能够有效揭示共生关系中物质、能量的流动状态，帮助研究者更好地探究自然界的奥秘。传粉过程涉及到植物（被传粉者）和动物（传粉者）两大类群，是陆地生态系统中一个非常重要的环节（Klein *et al.*, 2007）。以农田生态系统为例，传粉者为作物传粉，而作物为传粉者提供食物或栖息地（产卵场所）；在这个过程中，不仅为人类提供了大量的农产品，而且传粉服务所产生的生态价值是不可替代的。鉴于此，生物多样性和生态系统服务政府间科学-政策平台（Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services, IPBES）于 2016 年发布了《传粉者、传粉和粮食生产评估报告》，报告包括传粉和传粉者的价值，传粉和传粉者的现状与趋势，以及威胁、驱动因素和缓解措施 3 个主要部分（田瑜等，2016）。

Ollerton 等（2011）曾估计全球约 308 006 种被子植物（占全部被子植物的 87.5%）依赖于动物传粉。昆虫、鸟类、蝙蝠、啮齿类等都可作为传粉者，但昆虫是主要类群（Wardhaugh, 2015; Ollerton, 2017）。众所周知，膜翅目是最重要的传粉昆虫，尤其是西方蜜蜂 *Apis mellifera* 更是被广泛利用的一种传粉昆虫。Rader 等（2016）比较了西方蜜蜂 *A. mellifera*、其他蜂类和非蜂类传粉者在访花和传粉上的差异，充分肯定了非蜂类传粉者的价值。已有资料显示双翅目是许多生态系统的重要传粉者（Larson *et al.*, 2001; Rader *et al.*, 2013），有时候甚至是主要传粉者（Elberling and Olesen, 1999）。Elberling 和 Olesen（1999）发现，在北极高海拔地区，传粉昆虫中双翅目所占比例随着海拔的增加而增加，且蝇科（Muscidae）和舞虻科（Empididae）昆虫最丰富。另外化石资料表明，双翅目昆虫历史久远，最早出现在三叠纪（Crepet, 1979）。实际上双翅目长角亚目的许多种类，如蕈蚊、瘿蚊、摇蚊等都是原始的传粉昆虫。Ren（1998）在侏罗纪地层化石中发现了大量喜花虻类；Peñalver 等（2015）发现张木虻科（Zhangsolvidae）能够为白垩纪裸子植物进行传粉，而且是一种高度专化的传粉系统。然而双翅目昆虫的传粉作用关注较少，而且被严重低估（Ssymank *et al.*, 2008）。本文梳理了目前双翅目昆虫传粉中常见问题，着重对双翅目传粉昆虫的种类、传粉效力、与植物协同进化等方面进行整理评述，同时总结了我国当前的研究现状，旨在为进一步保护和利用双翅目这一传粉类群提供参考。

1　双翅目传粉昆虫的种类和特点及研究中涉及的主要问题

双翅目是昆虫纲中进化最成功的类群之一，居于第 4 大目（前 3 位依次为鞘翅目、鳞翅目、膜翅目），全世界已知 159 294 种（Pape *et al*., 2011），隶属于 3 个亚目，即长角亚目、短角亚目、环裂亚目。长角亚目包括蚊、蠓、蚋等；短角亚目和环裂亚目分别指虻类、蝇类。双翅目昆虫与人类生活息息相关，其中很多是细菌或病毒的传播媒介，如吸血蚊、家蝇、厕蝇等，也包括寄生农林害虫的寄蝇和能够传粉的蜂虻、花蝇、丽蝇、食蚜蝇等。

双翅目昆虫适应性强、分布广、受环境变化的影响较小，是一类重要的传粉者。对于异花传粉的植物来说，传粉是通过传粉者访花实现的，因此访花是传粉的关键步骤，而访花类群的数量也是决定传粉能力的指标之一。Larson 等（2001）详细地总结了双翅目中访花和传粉种类，指出至少有 71 个科含虫媒种类。Wardhaugh（2015）进一步估计了访花昆虫类群中双翅目约有 54 417 种，按涉及的种数排序同样居于昆虫纲传粉昆虫目中第 4 位（前 3 位依次是鳞翅目、鞘翅目、膜翅目）。众多学者做过访花昆虫的研究，发现双翅目的蝇、蚊、虻都是重要的访花类群。有关于单一植物的，如 Banziger（1996）在 1990 – 1994 年调查了泰国北部的一种植物 *Paphiopedilum villosum* 上的食蚜蝇，发现了 6 个种的 100 个传粉者。Amin 等（2015）发现芒果 *Mangifera indica* 的访花昆虫主要有 8 种，双翅目昆虫占 4 种，集中于食蚜蝇科（Syrphidae）、蝇科（Muscidae）、虻科（Tabanidae）。多数芒果园的访花昆虫以蝇类为主，有的是以大头金蝇 *Chrysomya megacephala* 为优势种，有的则以家蝇 *Musca domestica* 为优势种。曲业宽（2018）统计了 2016 和 2017 年文冠果 *Xanthoceras sorbifolia* 访花昆虫中，食蚜蝇物种数最多（13 种），优势种是毛蚊科（Bibionidae）毛蚊属 *Bibio* 的红腹毛蚊 *B. rufiventris*。也有在群落水平做的工作，如杜巍等（2007）比较了神农架地区 5 个不同海拔下典型草本群落中昆虫种类和访花频率，指出食蚜蝇亚科是海拔 1 600 m 以上的所有群落共有的访花者。杜秀娟等（2008，2009）研究了长白山北坡访花食蚜蝇种类、数量、多样性，以及随海拔、不同生境的变化关系。

区别于膜翅目昆虫“花粉筐、花粉刷”的特定传粉结构，双翅目昆虫也有自身的传粉特点来确保成功传粉。蝇类（或虻类）一般具有大量体毛，且口器、触角等部位都可以附着花粉，但携粉量有较大差异（Faegri and van der Pijl, 1979；王俊刚, 2006；邵剑文等, 2008）。王俊刚（2006）观察了大头金蝇 *C. megacephala* 给甘蓝型油菜 *Brassica napus* 传粉的情况，发现胸部腹侧附着大量的花粉粒或花粉团，占到整个身体携带花粉量的 20% 左右。在利用昆虫-植物传粉系统研究植物起源问题的过程中，多例化石证据证明长吻部是双翅目的共有特征（Ren, 1998；Peñalver *et al*., 2015）。而且 Ren（1998）发现部分雌性昆虫的吻部长度甚至是体长的 3 ~4 倍。

表 1 概括了双翅目传粉昆虫相关研究中涉及的主要问题。

表 1　目前双翅目昆虫传粉研究中涉及的主要问题

Table 1　Main questions involved in the present studies on pollination by dipteran insects

问题 Questions	主要内容 Main contents	参考文献 References
是否能传粉？ Whether to pollinate?	传粉种类介绍 Introduction of species for pollination	Elberling and Olesen, 1999; Larson *et al*., 2001; Souza-Silva *et al*., 2001; Wardhaugh, 2015
	化石证据 Fossil evidence	Crepet, 1979; Ren, 1998; Peñalver *et al*., 2015
传粉能力如何？ How about pollination capacity?	访花 Visiting flower; 传粉 Pollination	Jauker and Wolters, 2008; Rader *et al*., 2009, 2013; Howlett, 2012; Jauker *et al*., 2012; Inouye *et al*., 2015
如何进行传粉？ How to pollinate?	传粉综合征 Pollination syndromes	Faegri and van der Pijl, 1979; Fenster *et al*., 2004; Ren *et al*., 2011
	与植物的协同进化关系 Coevolution with plants	Du *et al*., 2012; Luo *et al*., 2017
当前现状如何？ What is the current situation as pollinators?	传粉影响因子 Influencing factors of pollination	Bieesmeijer *et al*., 2006; Potts *et al*., 2010
	保护利用 Conservation and utilization	Amin *et al*., 2015

2　双翅目的传粉效力及与其他传粉者异同

在传粉生物学中，传粉效率（efficiency）和传粉效力（effectiveness）是两个不同的概念。传粉效率，即花粉转移效率，指传粉过程中传粉者所传递的花粉量；而传粉效力更强调传粉能力，是由多个指标来反映的，通常需要对传粉数量和传粉质量同时进行评估（Madjidian *et al.*, 2008; Rodríguez-Rodríguez *et al.*, 2013; Inouye *et al.*, 2015）。传粉数量主要取决于访花频率（Madjidian *et al.*, 2008; Rader *et al.*, 2009），而传粉质量则取决于传粉者大小（Jauker *et al.*, 2016）、访花行为（Mesler *et al.*, 1980; Gilbert, 1981）、传粉效率等。

2.1　访花频率

访花频率由访花速率和访花者数量共同决定（Rader *et al.*, 2009）。访花速率可以用单位时间间隔内访花者访问的花朵数或访花者访问单朵花所用的时间来表示。考虑到寄主、地域或者气候等因素，不同学者得到的结果可能不尽相同。王助引等（2003）调查发现广西芒果 *M. indica* 传粉昆虫中，大头金蝇 *C. megacephala* 和家蝇 *M. domestica* 的访花速率分别为 6.25 和 4.61 朵/min。大头金蝇 *C. megacephala* 成虫对甘蓝型油菜 *B. napus* 有较好的访花速率，平均值为 12 朵/min，对桂花 *Osmanthus fragrans* 的访花时间稍短，一般为 3 ~ 5 s（王俊刚, 2006; 李稚, 2014）。Howlett（2012）对比了西方蜜蜂 *A. mellifera* 和红头丽蝇 *Calliphora vicina* 的访花速率，指出相比于西方蜜蜂（54.4 s），红头丽蝇对杂交胡萝卜 *Daucus carota* 头状花序的访问时间更长（71 s）。Jauker 等（2012）对比了石巢蜂 *Osmia rufa* 和两种食蚜蝇（*Eristalis tenax* 和 *Episyrphus balteatus*）的访花速率，发现食蚜蝇的平均访花时间（7.58 ± 2.08 s）长于石巢蜂的（2.63 ± 0.32 s）。白纹伊蚊 *Aedes albopictus* 和食蚜蝇 *Syrphus* sp. 是圆叶天女花 *Oyama sinensis* 的有效传粉昆虫，在花被片、雄蕊和雌蕊上都有停留，每朵花访问时间介于几十秒到几百秒之间（陈小红等, 2018）。关于访花者数量的差异，在前面传粉者种类部分已有论述，不再赘述。

所有影响访花速率和访花者数量的因子，都会导致访花频率的不同。访花速率与访花行为、获取报酬的难易程度等有关；访花者数量主要体现在植物对访花者的吸引程度，包括花的大小、颜色、气味等（Souza-Silva *et al.*, 2001; Knauer and Schiestl, 2015）。例如，无论是雄性还是雌性食蚜蝇，都喜欢黄绿色的花朵，而雌性食蚜蝇与黄绿色花朵间更是存在显著的相关性（Shi *et al.*, 2009）。疆南星属 *Arum* 的佛焰苞在开放时，花内温度能够升高到 30℃，导致蛋白质降解产生的胺类散发出很强的恶臭味，从而吸引蝇类昆虫进行访花（Harborne, 1993）。在我国南方，常在果园内堆积鸡粪等引诱蝇类，为芒果属 *Mangifera* 植物授粉。另外，气候、栖息地质量等也会对访花频率产生影响。Elberling 和 Olesen（1999）发现随着纬度升高，访花昆虫中双翅目所占比例增加；Jauker 等（2009）指出在不同程度的斑块状栖息地中，随着与主栖息地间距离的增加，食蚜蝇物种数基本不变，而个体数量上升。

需要指出，是否能够成功传粉也与访花行为相关。如果以访花的内外程度来区分，访花行为可以分为外围访花和内在访花两种。外围访花时，访花者仅仅在花被片外围活动；只有内在访花才能接触雄蕊和雌蕊，致使身体携粉并完成传粉过程。昆虫的花间运动式样同样也可以影响传粉的成功（Vázquez *et al.*, 2005; 龚燕兵和黄双全, 2007）。传粉昆虫采访植物时，存在以下几种运动形式：（i）在不同植株之间交替采集；（ii）在同一植株上连续采集；（iii）连续采集同一性别的花；（iv）在两性花之间交替进行采集；（v）在同一植株上不同的采集方式。这些都对传粉及其结果有很大影响。

2.2　传粉效率

一般来说，衡量传粉效率就是考察花粉转移效率（Suzuki *et al.*, 2002; Johnson *et al.*, 2005; Rader *et al.*, 2009）。花粉转移效率，包括花粉移出率和柱头花粉沉降率两个指标（Harder and Wilson, 1998; 蒙艳华等, 2007）。花粉移出率指一头传粉昆虫访问一朵新花（未被昆虫访问的花）带走的花粉数目占该花花药中原有的花粉总数的百分比；柱头花粉沉降率指一头传粉昆虫访问一朵新花时沉降到该花柱头上的花粉数目占一次访花中花粉移出量的百分比。

如果不考虑雌蕊柱头上花粉竞争和花粉活力、柱头可受性间差异，学者们有时也用结实率来衡量传粉效率（Jauker and Wolters, 2008; Jauker *et al.*, 2012; Mizunaga and Kudo, 2017），因为结实率与所传递的花粉量显著相关。常用指标为果实数、种子数或种子重。如 Jarlan 等（1997）用长尾管蚜蝇 *E.*

tenax 对温室甜椒 *Capsicum annuum* 进行传粉，取得了较好的效果。Jauker 和 Wolters（2008）连续两年对黑带食蚜蝇 *E. balteatus* 在甘蓝型油菜 *B. napus* 传粉中的作用进行研究，结果显示相比于对照（无传粉者，每个角果种子数 17.75 粒），低密度（3 头/m^2）和高密度（6.25 头/m^2）下食蚜蝇传粉使种子数分别达到 22.25 和 20.5 粒。

也有学者比较了双翅目和膜翅目的传粉效果，在某些情况下，蝇类可以替代蜂类传粉（王俊刚，2006；Rader *et al.*，2009），甚至优于蜂类。大头金蝇 *C. megacephala* 不论以成虫释放，还是释放蛹待其羽化后为甘蓝型油菜 *B. napus* 授粉，与蜜蜂（未指明种类）授粉效果之间差异均不显著（王俊刚，2006）。Fontaine 等（2006）对比研究了 3 种熊蜂（*Bombus terrestris*，*B. pascuorum* 和 *B. lapidarius*）和 3 种食蚜蝇（*E. balteatus*，*E. tenax* 和 *Saephoria* sp.）在不同植物上的传粉特点，指出对于花冠较开阔的植物来说，食蚜蝇传粉产生的种子数高于熊蜂对照。Ollerton 等（2012）也得到了类似的结论，证明食蚜蝇科（Syrphidae）昆虫在传粉方面作用要大于西方蜜蜂 *A. mellifera*。Howlett（2012）实验证实红头丽蝇 *C. vicina* 和西方蜜蜂 *A. mellifera* 在给杂交胡萝卜传粉中，种子数和种子重两个指标都不存在显著差异。但也有学者持不同观点，Jauker 等（2012）以甘蓝型油菜 *B. napus* 为研究对象，分析了不同种群密度下两种食蚜蝇（*E. balteatus* 和 *E. tenax*）以及石巢蜂 *O. rufa* 的传粉效率，指出 5 倍的食蚜蝇才能获得与石巢蜂相似的传粉效率。Mizunaga 和 Kudo（2017）把植物分为两个功能群，认为相比于膜翅目传粉植物，对于双翅目传粉植物来说 3 倍的昆虫访问频率才能成功结实。总的来看，尽管双翅目昆虫单次访问可携带花粉量相对较少，但是较高访问速率及庞大的个体数量，保证了其作为有效传粉者的地位。

3 双翅目昆虫的传粉特征及与植物的协同进化

传粉系统是典型的互利共生关系，一方面系统双方均可从系统中获得一定的服务或者利益，从而获得生存和繁殖的保障。植物为昆虫提供食物（营养）及交配（或产卵）场所。大多数食蚜蝇成虫访问花朵时取食花蜜和花粉，花粉中的蛋白质在两性配子成熟过程中起重要作用（Gilbert，1981；Gittings *et al.*，2006）。另外，系统中双方在相互选择、相互适应、相互协调的过程中构成了协同进化关系。昆虫协助植物完成异花授粉，提高植物的繁殖效率，增强后代变异性和生境适应性，推动物种进化，在维持生物多样性和生态系统稳定及食物安全方面具有不可替代的作用（Wardhaugh，2015；Zhang *et al.*，2015；Ollerton，2017）。

3.1 传粉综合征和专化传粉

传粉生物学领域一个经典论题是传粉者和植物之间的相互选择推动了植物花部进化，形成了所谓的“传粉综合征”（Grant and Grant，1965；Nilsson，1988）。关于传粉综合征，经典的案例是 Darwin（1862）对马达加斯加半岛大彗星兰 *Angraecum sesquipedale* 传粉者的预测，41 年后马岛长喙天蛾 *Xanthopan morgani* 被发现，有效地揭示了植物与传粉者间的协同进化关系。众多学者也对双翅目昆虫（尤其是蝇类）的传粉特征进行了总结概括。如 Kugler（1956）指出普通蝇类（绿蝇属 *Lucilia*、丽蝇属 *Calliphora*、粪蝇属 *Scathophaga*）对黄色和绿色（尤其黄色）有很强的辨别能力，而那些散发腐肉气味同时呈现褐-紫色调的花朵则对其更具有吸引力。Faegri 和 van der Pijl（1979）总结蝇类的传粉综合征包括整齐花、结构简单、花朵敞开、色泽较淡，一般有蜜导存在，散发不易察觉的气味，花蜜暴露容易被昆虫获取，雌雄蕊明显外露等。Proctor 等（1996）认为双翅目昆虫一般情况下倾向于访问白色、黄色或绿色的花朵。国内学者也有这方面的论述，如钦俊德（1987）指出大多数双翅目昆虫喜欢访问带有臭味（吲哚）的十字花科（Brassicaceae）及伞形科（Apiaceae）植物。

基于上述传粉特征，一些针对性的研究也在不同地域开展起来，如在南非，Goldblatt 和 Manning（2000）发现虻科（Tabanidae）和网翅虻科（Nemestrinidae）的长吻昆虫是牻牛儿苗科（Geraniaceae）、鸢尾科（Iridaceae）和兰科（Orchidaceae）一些植物的特化传粉者。王仲礼等（2005）对黄河三角洲柽柳 *Tamarix chinensis* 的开花特性和传粉昆虫进行了检测，并指出花的结构和开花式样适合以食蚜蝇为主的多种昆虫传粉，尤其是蝇类的访花频率和数量一直都是最高的。李永泉和张奠湘（2007）研究表明山地五月茶 *Antidesma montanum* 的主要传粉昆虫是双翅目丽蝇科（Calliphoridae）、寄蝇科（Tachinidae）和蝇科（Muscidae），并讨论了蝇类传粉与雌雄异株性系统

以及蝇类传粉与热带林中小型黄绿色显花植物的相关性。

近年来,类似于榕属-榕小蜂、大戟科-头细蛾、丝兰-丝兰蛾这样的一些专化传粉现象,凭借双翅目昆虫传粉的金莲花属-短角花蝇(Espíndola *et al.*, 2012)、象牙参-虻(Paudel *et al.*, 2016)、波罗蜜属-瘿蚊(Sakai *et al.*, 2000)、五味子科-瘿蚊(Yuan *et al.*, 2007; Du *et al.*, 2012; Luo *et al.*, 2017)的专化系统也陆续被发现。Paudel 等(2016)记录了象牙参 *Roscoea purpurea* 和虻 *Philoliche longirostris* 在5个区域间的特征变异,发现花冠管的长度与虻吻的长度是相关的,并指出这种专化选择关系是象牙参和虻进化的主要驱动因子。Yuan 等(2007)记录了翼梗五味子 *Schisandra henryi* 和瘿蚊 *Megommata* sp. 间的共生关系;花粉是瘿蚊的唯一食物,而雌花(没有食物)欺骗性地吸引瘿蚊而完成传粉过程。Luo 等(2017)发现南五味子属 *Kadsura* 中 4 个种(*K. coccinea*, *K. heteroclita*, *K. longipedunculata* 和 *K. oblongifolia*)和松脂瘿蚊 *Resseliella kadsurae* 间形成了具有物种专一性特征的互利共生传粉系统;瘿蚊夜间产卵且其幼虫以五味子释放的松脂为食,这种共生机制已经历了约600万~900万年。

需要指出的是兰科植物同样能够进行欺骗性传粉(Dodson, 1962; Shi *et al.*, 2009; Ren *et al.*, 2011)。欺骗性传粉,顾名思义就是植物不提供报酬而实现传粉的单方获利模式,主要包括性欺骗和食源欺骗两种类型。兰花能模拟雌性寄蝇的形态,并通过释放气味来吸引雄性寄蝇,从而使雄性寄蝇与兰花发生拟交配而实现花粉(Dodson, 1962)。Ren 等(2011)研究发现毛瓣杓兰 *Cypripedium fargesii* 模拟真菌感染后叶子的形态而吸引绿泽黑食蚜蝇 *Cheilosia lucida* 为其传粉。兰科植物是具有高度多样性的一个科,有观点认为兰科多样性的成因之一正是传粉者的进化压力。

3.2　泛化传粉是植物和昆虫相互选择、相互作用的结果

随着越来越多的传粉事件无法用传粉综合征来解释,学者们也尝试提出了许多新的观点。Stebbins (1970)以传粉综合征理论为基础,进一步提出"最有效传粉者法则",即植物的花部性状主要受访问频率最大、效率最高的传粉者选择压力所介导。Fenster 等(2004)提出了"传粉者功能群"这一概念,指出不同传粉者(隶属于同一功能群)对花部进化所施加的压力是一致的,花部结构的专性进化能够适应一类具有相同功能的传粉者。另外,当初级传粉者减少、缺失或传粉效率降低时,次级传粉者对植物花部的演化同样起着重要的作用(Rosas-Guerrero *et al.*, 2014)。

也有学者提出了一个全新的观点——泛化传粉,并认为泛化传粉系统应为自然界中主流的传粉系统(Waser *et al.*, 1996; Alarcón *et al.*, 2008),而且传粉生态研究必须立足于群落水平(黄双全, 2007; 方强和黄双全, 2014)或更大的时空尺度上进行(黄双全和郭友好, 2000; 杨春锋和郭友好, 2005)。泛化传粉实际上强调的是昆虫对植物的选择是泛化的,广泛联系的,而植物对昆虫的作用也是泛化的。某个地区,如果植物单一,昆虫特化率高,因为没有其他植物有相似的吸引信号,昆虫只需要针对这个物种即可;但如果区域内有多个相似的吸引信号,如花期一致、花色相同、气味相同,昆虫则趋于泛化传粉。

从系统稳定性来看,泛化传粉系统显然更加稳定,因为灭绝风险低,某种植物或传粉者的消失对系统影响较小。相比于双翅目处于广泛联系的特点,膜翅目昆虫更容易遭受风险。Biesmeijer 等(2006)指出英国和荷兰蜂类多样性降低幅度明显大于食蚜蝇。从传粉网络的发展来看,由蜂类传粉者主导的年轻群落,对物种缺失的不利影响抵抗力较弱;而随着群落的成熟,物种多样性升高,蝇类主导的传粉网络也变得复杂,也更加稳定(Albrecht *et al.*, 2010)。另外,在昆虫传粉过程中,存在着严重的花粉浪费现象。相比于特化传粉系统,泛化传粉无疑具有较高的花粉浪费,而双翅目昆虫正好承担了这一角色。因为传粉者指向性不强,一方面造成了花粉的浪费,另外也是更大限度地保障繁殖,这是昆虫和植物相互博弈的结果。

有时,为了应对不稳定的传粉环境,植物也发展了自身的繁殖策略,以最大限度提供繁殖保障。在缺乏传粉昆虫的环境(如极地、高山)中,一些多年生植物选择自花传粉的方式产生种子,以克服异花传粉限制(Zhang and Li, 2008)。Lundemo 和 Totland (2007)指出访花昆虫的访问频率对植物的开花时间长度有着显著影响,低的访问频率使开花持续时间增加。在传粉者稀缺的环境中,往往花寿命会延长,为植物增加了更多的授粉机会,从而保障了植物的繁殖(王玉贤等, 2018)。

4 双翅目昆虫传粉的生态学意义

4.1 膜翅目传粉者的有益补充

如前所述,膜翅目和双翅目是两类重要的传粉者。二者活动格局不同,双翅目是膜翅目传粉的有益补充(Rader *et al.*, 2013)。例如在中欧一些区域,蜂类通常在上午或中午活动,而蝇类在早晨和下午达到高峰(Ssymank *et al.*, 2008)。Rader 等(2013)以甘蓝型油菜 *B. napus* 为材料,研究了蜂类和蝇类的日活动格局,指出蜂类主要是白天进行传粉,而蝇类则在早晚处于高峰。Howlett(2012)也指出当温度超过 25℃时西方蜜蜂 *A. mellifera* 个体数量偏多,而温度在 20℃时红头丽蝇 *C. vicina* 个体数量多。考虑到膜翅目和双翅目昆虫生物学特性及对环境适应性的差异,一般情况下膜翅目昆虫能够发挥其高效的传粉效力,作为最重要传粉者而存在。而双翅目昆虫凭借其快速访花和庞大的数量优势,协助完成传粉作用。

4.2 特殊环境中传粉贡献

在不同的传粉环境中,传粉者的种类、丰富度及活力均存在很大差异,进而引起传粉效力的差异(Bingham and Orthner, 1998; Blionis and Vokou, 2001)。有些访花者在某种植物上是有效或高效的传粉者,但在另一些植物上可能是低效传粉者(Amin *et al.*, 2015),甚至无法起到传粉作用。需要注意的是,双翅目昆虫(尤其是蝇类)能够适应极端生境条件,如热带地区(Ramírez and Davenport, 2016),低温环境(高海拔或高纬度)(Bingham and Orthner, 1998; Elberling and Olesen, 1999),干扰生境(Jauker *et al.*, 2009),并作为优势传粉者存在。在海拔 2 700 ~ 3 200 m 的阿尔卑斯山上,Zoller 等(2002)对阿尔卑斯山齿缘草 *Eritrichium nanum* 的传粉昆虫进行研究,发现双翅目食蚜蝇类占其中的 24.5%,而膜翅目的蜂类仅占 7.75%,其原因可能与海拔高度有关;Erhardt(1993)曾报道阿尔卑斯山菊科火绒草属植物 *Leontopodium alpinum* 也是主要依靠双翅目昆虫传粉的。Vance 等(2004)发现美国俄勒冈州熊草 *Xerophyllum tenax* 的传粉昆虫中,双翅目昆虫种类和数量最多,而食蚜蝇科昆虫占 91%。传粉系统是自然界普遍存在的一种植物-动物共生系统,在一些特殊环境中,双翅目昆虫的适应能力和种群优势为这些区域植物的授粉做出了重大贡献。

5 小结与展望

5.1 保护传粉昆虫的紧迫性

昆虫传粉产生巨大的经济价值和生态价值。从全球尺度来看,传粉昆虫在 2005 年产生的经济价值约 1 500 亿欧元(Gallai *et al.*, 2009)。根据安建东和陈文锋(2011)的评估,中国 2008 年由昆虫传粉的 44 种水果蔬菜产生的经济价值约 520 亿美元。如前所述,IPBES 报告充分肯定了传粉和传粉者的价值;但是也同时注意到了传粉者当前所处的状态及压力。大量的传粉者正在减少,这已经成为无法辩驳的事实(Biesmeijer *et al.*, 2006; Potts *et al.*, 2010; 刘秀薇等, 2018)。Biesmeijer 等(2006)指出英国和荷兰两个国家中,大多数景观中蜂类多样性都显著降低。vanEngelsdorp 等(2008)发现由于蜂群衰竭失调(colony collapse disorder, CCD)导致 2007 – 2008 年冬季(2007. 9 – 2008. 3)美国西方蜜蜂 *A. mellifera* 损失了 35.8%,即 75 万 ~ 100 万群蜜蜂消失。Potts 等(2010)深入探讨了全球传粉者下降趋势、影响及驱动力,指出栖息地改变、气候变化、生物入侵、杀虫剂使用、病毒等原因促成了这一改变。如何应对这一趋势所带来的影响及如何更好地保护传粉者,是我们亟待解决的问题。

5.2 双翅目传粉昆虫的利用和保护现状

在双翅目昆虫的利用方面,目前更多是关注其在制药、仿生学、遗传学、法医学、生物防治等方面的价值,而对于其传粉功能的利用仍较少。在双翅目传粉昆虫中,食蚜蝇的研究是最多的(Jauker and Wolters, 2008; Rader *et al.*, 2009; Mizunaga and Kudo, 2017),学者们经常把食蚜蝇和西方蜜蜂 *A. mellifera* 进行比较。而且食蚜蝇中部分种类已被成功商业化,如黑带食蚜蝇 *E. balteatus*。食蚜蝇的商业化运作除了考虑到其具有传粉功能,另外食蚜蝇也是重要的天敌昆虫,在生物防治中能够发挥重要作用(Leroy *et al.*, 2010)。有关双翅目其他昆虫的研究则相对较少(Howlett, 2012; Orford *et al.*, 2015)。Orford 等(2015)利用 30 个传粉网络和 71 个访花群落数据,首次充分肯定了其他双翅目昆虫(非食蚜蝇)的传粉作用,并发现非食蚜蝇和食蚜蝇在携粉方面差异不显著。王助引等(2003)调查发现广西芒果 *M. indica* 传粉昆虫中,双翅目种类有 19 种(占 67.9%),个体数量最多(约占 80%)。在我国南方,在果园内堆积鸡粪等用来引诱蝇类,成功

为芒果属植物 *Mangifera* 授粉。

同膜翅目昆虫一样，在多种因素影响下，双翅目传粉昆虫多样性保护状况堪忧。在英国和荷兰，尽管食蚜蝇物种数的下降趋势稍缓于膜翅目昆虫，但其结果也不容乐观（Biesmeijer *et al*., 2006）。在众多影响因素中，栖息地丧失和破碎化绝对是一个关键，因为栖息地能够为昆虫提供食物及产卵、活动的场所。城市化、农业集约化、单一化种植等原因都会引起栖息地改变，导致自然栖息地大面积减少，而形成了自然景观与其他景观交错分布的格局。Jauker 等（2009）肯定了农业生态系统中半自然栖息地的价值，认为它们不仅为传粉过程提供基本资源，而且能够协助维持传粉系统的稳定和运行。总的来说，保护传粉昆虫实际上重在对其栖息地进行保护和管理。

5.3　未来研究方向和重点领域

国内专门研究双翅目昆虫传粉的论著较少，部分见于访花昆虫调查中。在中国知网期刊论文数据库、硕博论文数据库和会议论文数据库中搜索“蝇，传粉”，“蚊，传粉”，“虻，传粉”，“双翅目，传粉”等关键词组合，仅仅发现 74 篇论文，其中专门阐述传粉的 24 篇，提及传粉作用的 25 篇，统计传粉昆虫的 16 篇，偏重传粉生态学的 9 篇。针对目前的研究现状，笔者认为如下几个方面可以作为重点研究方向：

（1）加深双翅目传粉效力和适应意义的案例研究，明确双翅目昆虫在传粉体系中的地位。如果针对某种具体植物来说，膜翅目昆虫无疑是最佳的传粉种类。可是如果立足于群落水平或整个传粉网络，双翅目昆虫不但能够有效补益膜翅目传粉效果，为植物提供繁殖保障，而且在某些特殊生境中，其高效传粉能力更是强于膜翅目昆虫。

（2）加强栖息地格局变化与昆虫多样性的研究，明确栖息地改变对昆虫的影响程度。中国的双翅目资源及现状分布，应该作为一个长期的任务，实施跟踪监测。在对传粉昆虫依赖度高的区域，建立区域性传粉昆虫监测体系，长期监测其动态。保护栖息地，减少斑块化态势，维持或增加传粉昆虫多样性。

（3）梳理访花和传粉、专化传粉和泛化传粉等关系，更加明确双翅目昆虫在与植物协同进化中的作用。访花者不一定是传粉者，而且需要区分偶然访花类群和固定访花类群。因为只有固定访花类群，才能成为潜在的传粉者。相比于泛化传粉，专化传粉无疑更高效，但同时也存在高灭绝风险。与植物协同进化中，为了避免风险，传粉者可能会同时面对多种植物（一个功能群），从而形成特殊的传粉机制。

（4）逐步深入探讨花粉浪费和花粉竞争，探究传粉策略和植物繁殖策略。对于异花传粉植物，花粉从雄蕊到雌蕊柱头经历了携粉、传递和花粉落置 3 个环节。传粉效率仅重点考察了携粉和花粉落置，实际上在这 3 个环节中都存在花粉浪费现象。面对巨大的花粉浪费，双翅目昆虫的传粉策略是什么？这种浪费现象对于植物繁殖来说意义何在？而且，在柱头上也可能会存在其他花粉，植物如何应对花粉竞争？这些问题都需要研究。

参考文献（References）

Alarcón R, Waser NM, Ollerton J, 2008. Year-to-year variation in the topology of a plant-pollinator interaction network. *Oikos*, 117(12): 1796 – 1807.

Albrecht M, Riesen M, Schmid B, 2010. Plant-pollinator network assembly along the chronosequence of a glacier foreland. *Oikos*, 119(10): 1610 – 1624.

Amin MR, Namni S, Miah MRU, Miah MG, Zakaria M, Suh SJ, Kwon YJ, 2015. Insect inventories in a mango-based agroforestry area in Bangladesh: foraging behavior and performance of pollinators on fruit set. *Entomol. Res*., 45(4): 217 – 224.

An JD, Chen WF, 2011. Economic value of insect pollination for fruits and vegetables in China. *Acta Entomol. Sin*., 54(4): 443 – 450. ［安建东，陈文锋，2011. 中国水果和蔬菜昆虫授粉的经济价值评估. 昆虫学报，54(4): 443 – 450］

Banziger H, 1996. The mesmerizing wart: the pollination strategy of epiphytic lady slipper orchid *Paphiopedilum villosum* (Lindl.) Stein (Orchidaceae). *Bot. J. Linn. Soc*., 121(1): 59 – 90.

Biesmeijer JC, Roberts SP, Reemer M, Ohlemüller R, Edwards M, Peeters T, Schaffers AP, Potts SG, Kleukers R, Thomas CD, Settele J, Kunin WE, 2006. Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science*, 313(5785): 351 – 354.

Bingham RA, Orthner AR, 1998. Efficient pollination of alpine plants. *Nature*, 391(6664): 238 – 239.

Blionis GJ, Vokou D, 2001. Pollination ecology of *Campanula* species on Mt. Olympos, Greece. *Ecography*, 24(3): 287 – 297.

Chen XH, Li HM, Yang K, Fu MY, Xiao SL, 2018. Study on pollination biology of *Oyama sinensis* at different altitudes. *J. Plant Resour. Environ*., 27(3): 95 – 102. ［陈小红，李慧敏，杨科，付梦媛，肖书礼，2018. 不同海拔圆叶天女花的传粉生物学研究. 植物资源与环境学报，27(3): 95 – 102］

Crepet WL, 1979. Insect pollination: a paleontological perspective. *BioScience*, 29(2): 102 – 108.

Darwin C, 1862. On the Various Contrivances by Which British and Foreign Orchids Are Fertilized by Insects. John Murray, London.

157 – 210.

Dodson CH, 1962. The importance of pollination in the evolution of the orchids of tropical America. *Am. Orchids Soc. Bull.*, 31(3): 525 – 534.

Du W, Huang LJ, Wang XF, 2012. Deceit pollination and the effect of deforestation on reproduction in dioecious *Schisandra sphenanthera* (Schisandraceae) in central China. *J. Syst. Evol.*, 50(1): 36 – 44.

Du W, Wang HX, Wang XF, 2007. Insect visitors and their behaviors in the typical herbaceous plant communities of the Shennongjia Mountains. *Biodivers. Sci.*, 15(6): 666 – 672. [杜巍, 王红侠, 汪小凡, 2007. 神农架地区典型草本群落中的昆虫访花行为比较. 生物多样性, 15(6): 666 – 672]

Du XJ, Ren BZ, Li N, Shang LN, Wu YG, 2008. Species and seasonal and spatial distribution of flower-visiting hoverfly in north slope of Changbai Mountain. *J. Jilin Agric. Univ.*, 30(1): 8 – 13. [杜秀娟, 任炳忠, 李娜, 尚利娜, 吴艳光, 2008. 长白山北坡访花食蚜蝇的种类与时空分布. 吉林农业大学学报, 30(1): 8 – 13]

Du XJ, Ren BZ, Wu YG, Song LW, 2009. Differences of flower-visiting hoverfly (Diptera: Syrphidae) communities in habitats with various degrees of disturbance and altitude in Changbai Mountain, N. E. China. *Acta Entomol. Sin.*, 52(5): 551 – 560. [杜秀娟, 任炳忠, 吴艳光, 宋丽文, 2009. 长白山北坡不同海拔及干扰程度下访花食蚜蝇群落的差异. 昆虫学报, 52(5): 551 – 560]

Elberling H, Olesen JM, 1999. The structure of a high latitude plant-flower visitor system: the dominance of flies. *Ecography*, 22(3): 314 – 323.

Erhardt A, 1993. Pollination of the edelweiss, *Leontopodium alpinum*. *Bot. J. Linn. Soc.*, 111(2): 229 – 240.

Espíndola A, Buerki S, Alvarez N, 2012. Ecological and historical drivers of diversification in the fly genus *Chiastocheta* Pokorny. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 63(2): 466 – 474.

Faegri K, van der Pijl L, 1979. The Principles of Pollination Ecology. 3rd ed. Pergamon Press, Oxford. 96 – 133.

Fang Q, Huang SQ, 2014. Progress in pollination ecology at the community level. *Chin. Sci. Bull.*, 59(6): 449 – 458. [方强, 黄双全, 2014. 群落水平上传粉生态学的研究进展. 科学通报, 59(6): 449 – 458]

Fenster CB, Armbruster WS, Wilson P, Dudash MR, Thomson JD, 2004. Pollination syndromes and floral specialization. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 35: 375 – 403.

Fontaine C, Dajoz I, Meriguet J, Loreau M, 2006. Functional diversity of plant-pollinator interaction webs enhances the persistence of plant communities. *PLoS Biol.*, 4(1): 129 – 135.

Gallai N, Salles J, Settele J, Vaissière B, 2009. Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. *Ecol. Econ.*, 68(3): 810 – 821.

Gilbert FS, 1981. Foraging ecology of hoverflies: morphology of the mouthparts in relation to feeding on nectar and pollen in some common urban species. *Ecol. Entomol.*, 6(3): 245 – 262.

Gittings T, O'Halloran J, Kelly T, Giller P, 2006. The contribution of open spaces to the maintenance of hoverfly (Diptera, Syrphidae) biodiversity in Irish plantation forests. *Forest Ecol. Manag.*, 237 (1 – 3): 290 – 300.

Goldblatt P, Manning JC, 2000. The long-proboscid fly pollination system in southern Africa. *Ann. Mo. Bot. Gard.*, 87(2): 146 – 170.

Gong YB, Huang SQ, 2007. On methodology of foraging behavior of pollinating insects. *Biodivers. Sci.*, 15(6): 576 – 583. [龚燕兵, 黄双全, 2007. 传粉昆虫行为的研究方法探讨. 生物多样性, 15(6): 576 – 583]

Grant V, Grant KA, 1965. Flower Pollination in the Phlox Family. Columbia University Press, New York. 1 – 135.

Harborne JB, 1993. Biochemistry of Plant Pollination. In: Harborne JB ed. Introduction to Ecological Biochemistry. 4th ed. Academic Press, London. 36 – 70.

Harder LD, Wilson WG, 1998. Theoretical consequences of heterogeneous transport conditions for pollen dispersal by animals. *Ecology*, 79(8): 2789 – 2807.

Howlett BG, 2012. Hybrid carrot seed crop pollination by the fly *calliphora vicina* (Diptera: Calliphoridae). *J. Appl. Entomol.*, 136 (6): 1 – 10.

Huang SQ, 2007. Studies on plant-pollinator interaction and its significances. *Biodivers. Sci.*, 15(6): 569 – 575. [黄双全, 2007. 植物与传粉者相互作用的研究及其意义. 生物多样性, 15(6): 569 – 575]

Huang SQ, Guo YH, 2000. New advances in pollination biology. *Chin. Sci. Bull.*, 45(3): 225 – 237. [黄双全, 郭友好, 2000. 传粉生物学的研究进展. 科学通报, 45(3): 225 – 237]

Inouye DW, Larson BM, Ssymank A, Kevan PG, 2015. Flies and flowers III: Ecology of foraging and pollination. *J. Pollinat. Ecol.*, 16(16): 115 – 133.

Jarlan A, de Oliveira D, Gingras J, 1997. Pollination of sweet pepper (*Capsicum annuum* L.) in greenhouse by the syrphid fly *Eristalis tenax* (L). *Acta Hortic.*, 437: 335 – 340.

Jauker F, Bondarenko B, Becker H, Steffan-Dewenter I, 2012. Pollination efficiency of wild bees and hoverflies provided to oilseed rape. *Agric. For. Entomol.*, 14(1): 81 – 87.

Jauker F, Diekötter T, Schwarzbach F, Wolters V, 2009. Pollinator dispersal in an agricultural matrix: opposing responses of wild bees and hoverflies to landscape structure and distance from main habitat. *Landscape Ecol.*, 24(4): 547 – 555.

Jauker F, Speckmann M, Wolters V, 2016. Intra-specific body size determines pollination effectiveness. *Basic Appl. Ecol.*, 17 (8): 714 – 719.

Jauker F, Wolters V, 2008. Hoverflies are efficient pollinators of oilseed rape. *Oecologia*, 156(4): 819 – 823.

Johnson SD, Neal PR, Harder LD, 2005. Pollen fates and the limits on male reproductive success in an orchid population. *Biol. J. Linn. Soc.*, 86(2): 175 – 190.

Klein AM, Vaissiere BE, Cnae JH, Steffan-Dewenter I, Cunningham SA, Kremen C, Tscharntke T, 2007. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proc. R. Soc. B*, 274 (1608): 303 – 313.

Knauer AC, Schiestl FP, 2015. Bee use honest floral signals as indicators of reward when visiting flowers. *Ecol. Lett.*, 18(2): 135－143.

Kugler H, 1956. Über die optische Wirkung von Fliegenblumen auf Fliegen. *Plant Biol.*, 69(8): 387－398.

Larson B, Kevan P, Inouye D, 2001. Flies and flowers: taxonomic diversity of anthophiles and pollinators. *Can. Entomol.*, 133(4): 439－465.

Leroy PD, Verheggen FJ, Capella Q, Francis F, Haubruge E, 2010. An introduction device for the aphidophagous hoverfly *Episyrphus balteatus* (De Geer) (Diptera: Syrphidae). *Biol. Control*, 54(3): 181－188.

Li YQ, Zhang DX, 2007. Fly pollination of *Antidesma montanum* (Euphorbiaceae) in Hainan, China. *Acta Phytotaxon. Sin.*, 45(2): 217－226. [李永泉, 张奠湘, 2007. 山地五月茶的蝇类传粉研究. 植物分类学报, 45(2): 217－226]

Li Z, 2014. Pollination Biology and Cross Breeding of *Osmanthus fragrans* Lour. MSc Thesis, Nanjing Forestry University, Nanjing. [李稚, 2014. 桂花传粉生物学与杂交育种研究. 南京: 南京林业大学硕士学位论文]

Liu XW, Chesters D, Wu CS, Zhou QS, Zhu CD, 2018. A horizon scan of the impacts of environmental change on wild bees in China. *Biodivers. Sci.*, 26(7): 760－765. [刘秀微, Chesters D, 武春生, 周青松, 朱朝东, 2018. 环境变化对中国野生蜜蜂多样性的影响. 生物多样性, 26(7): 760－765]

Lundemo S, Totland Ø, 2007. Within-population spatial variation in pollinator visitation rates, pollen limitation on seed set, and flower longevity in an alpine species. *Acta Oecol.*, 32(3): 262－268.

Luo SX, Liu TT, Cui F, Yang ZY, Hu XY, Renner SS, 2017. Coevolution with pollinating resin midges led to resin-filled nurseries in the androecia, gynoecia and tepals of *Kadsura* (Schisandraceae). *Ann. Bot.*, 120(5): 653－664.

Madjidian JA, Morales CL, Smith HG, 2008. Displacement of a native by an alien bumblebee: lower pollinator efficiency overcome by overwhelmingly higher visitation frequency. *Oecologia*, 156(4): 835－845.

Meng YH, Xu HL, Chen X, Cai QN, 2007. Pollination efficiency of the main bee pollinators of *Hedysarum laeve*, a legume in Mu Us Sandland, Inner Mongolia. *Biodivers. Sci.*, 15(6): 633－638. [蒙艳华, 徐环李, 陈轩, 蔡青年, 2007. 塔落岩黄芪主要传粉蜂的传粉效率研究. 生物多样性, 15(6): 633－638]

Mesler M, Ackerman JD, Lu KL, 1980. The effectiveness of fungus gnats as pollinators. *Am. J. Bot.*, 67(4): 564－567.

Mizunaga Y, Kudo G, 2017. A linkage between flowering phenology and fruit-set success of alpine plant communities with reference to the seasonality and pollination effectiveness of bees and flies. *Oecologia*, 185(3): 453－464.

Nilsson LA, 1988. The evolution of flowers with deep corolla tubes. *Nature*, 334(6178): 147－149.

Ollerton J, 2017. Pollinator diversity: distribution, ecological function, and conservation. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 48: 353－376.

Ollerton J, Price V, Armbruster WS, Memmott J, Watts S, Waser NM, Totland Ø, Goulson D, Alarcón R, Stout JC, Tarrant S, 2012. Overplaying the role of honey bees as pollinators: a comment on Aebi and Neumann (2011). *Trends Ecol. Evol.*, 27(3): 141－142.

Ollerton J, Winfree R, Tarrant S, 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*, 120(3): 321－326.

Orford KA, Vaughan IP, Memmott J, 2015. The forgotten flies: the importance of non-syrphid Diptera as pollinators. *Proc. R. Soc. B.*, 282(1805): 20142934.

Pape T, Blagoderov V, Mostovski MB, 2011. Order Diptera, Linnaeus, 1758. In: Zhang ZQ ed. Animal Biodiversity: An Outline of Higher-Level Classification and Survey of Taxonomic Richness. *Zootaxa*, 3148: 222－229.

Paudel BR, Shrestha M, Burd M, Adhikari S, Sun YS, Li QJ, 2016. Coevolutionary elaboration of pollination-related traits in an alpine ginger (*Roscoea purpurea*) and a tabanid fly in the Nepalese Himalayas. *New Phytol.*, 211(4): 1402－1411.

Peñalver E, Arillo A, Pérez-de la Fuente R, Riccio ML, Delclòs X, Barrón E, Grimaldi DA, 2015. Long-proboscid flies as pollinators of Cretaceous gymnosperms. *Curr. Biol.*, 25(14): 1917－1923.

Potts SG, Biesmeijer JC, Kremen C, Neumann P, Schweiger O, Kunin WE, 2010. Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends Ecol. Evol.*, 25(6): 345－353.

Proctor M, Yeo P, Lack A, 1996. The Natural History of Pollination. Timber Press, Portland. 294－310.

Qin JD, 1987. The Relationship between Insects and Plants. Science Press, Beijing. [钦俊德, 1987. 昆虫与植物的关系. 北京: 科学出版社]

Qu YK, 2018. Research on Mechanisms of Dominant Pollinator Visiting *Xanthoceras sorbifolia*. MSc Thesis, Northeast Normal University, Changchun. [曲业宽, 2018. 文冠果(*Xanthoceras sorbifolia*)优势访花昆虫的访花机制研究. 长春: 东北师范大学硕士学位论文]

Rader R, Bartomeus I, Garibaldi LA, Garratt MPD, Howlett BG, Winfree R, Cunningham SA, Mayfield MM, Arthur AD, Andersson GKS, Bommarco R, Brittain C, Carvalheiro LG, Chacoff NP, Entling MH, Foully B, Freitas BM, Gemmill-Herren B, Ghazoul J, Griffin SR, Gross CL, Herbertsson L, Herzog F, Hipólito J, Jaggar S, Jauker F, Klein AM, Kleijn D, Krishnan S, Lemos CQ, Lindström SAM, Mandelik Y, Monteiro VM, Nelson W, Nilsson L, Pattemore DE, de O Pereira N, Pisanty G, Potts SG, Reemer M, Rundlöf M, Sheffield CS, Scheper J, Schüepp C, Smith HG, Stanley DA, Stout JC, Szentgyörgyi H, Taki H, Vergara CH, Viana BF, Woyciechowski M, 2016. Non-bee insects are important contributors to global crop pollination. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 113(1): 146－151.

Rader R, Edwards W, Westcott DA, Cunningham SA, Howlett BG, 2013. Diurnal effectiveness of pollination by bees and flies in agricultural *Brassica rapa*: implications for ecosystem resilience. *Basic Appl. Ecol.*, 14(1): 20－27.

Rader R, Howlett BG, Cunningham SA, Westcott DA, Newstrom-Lloyd LE, Walker MK, Teulon DAJ, Edwards W, 2009. Alternative pollinator taxa are equally efficient but not as effective as the

honeybee in a mass flowering crop. *J. Appl. Ecol.*, 46(5): 1080 – 1087.

Ramírez F, Davenport TL, 2016. Mango (*Mangifera indica* L.) pollination: a review. *Sci. Hortic.*, 203: 158 – 168.

Ren D, 1998. Flower-associated brachycera flies as fossil evidence for Jurassic angiosperm origins. *Science*, 280(5360): 85 – 88.

Ren ZX, Li DZ, Bernhardt P, Wang H, 2011. Flowers of *Cypripedium fargesii* (Orchidaceae) fool flat-footed flies (Platypezidae) by faking fungus-infected foliage. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 108(1): 7478 – 7480.

Rodríguez-Rodríguez MC, Jordano P, Valido A, 2013. Quantity and quality components of effectiveness in insular pollinator assemblages. *Oecologia*, 173(1): 179 – 190.

Rosas-Guerrero V, Aguilar R, Martén-Rodríguez S, Ashworth L, Lopezaraiza-Mikel M, Bastida JM, Quesada M, 2014. A quantitative review of pollination syndromes: do floral traits predict effective pollinators? *Ecol. Lett.*, 17(3): 388 – 400.

Sakai S, Kato M, Nagamasu H, 2000. *Artocarpus* (Moraceae)-gall midge pollination mutualism mediated by a male-flower parasitic fungus. *Am. J. Bot.*, 87(3): 440 – 445.

Shao JW, Zhang XP, Zhang ZX, Zhu GP, 2008. Identification of effective pollinators of *Primula merrilliana* and effects of flower density and population size on pollination efficiency. *J. Syst. Evol.*, 46(4): 537 – 544. [邵剑文, 张小平, 张中信, 朱国萍, 2008. 安徽羽叶报春的有效传粉昆虫及花朵密度和种群大小对传粉效果的影响. 植物分类学报, 46(4): 537 – 544]

Shi J, Luo YB, Bernhardt P, Ran JC, Liu ZJ, Zhou Q, 2009. Pollination by deceit in *Paphiopedilum barbigerum* (Orchidaceae): a staminode exploits the innate colour preferences of hoverflies (Syrphidae). *Plant Biol.*, 11(1): 17 – 28.

Souza-Silva M, Fontenelle JCR, Martins RP, 2001. Seasonal abundance and species composition of flower-visiting flies. *Neotrop. Entomol.*, 30(3): 351 – 359.

Ssymank A, Kearns CA, Pape T, Thompson FC, 2008. Pollinating flies (Diptera): a major contribution to plant diversity and agricultural production. *Biodiversity*, 9(1 – 2): 86 – 89.

Stebbins GL, 1970. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms. I. Pollination mechanisms. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 1: 307 – 326.

Suzuki K, Dohzono I, Hiei K, Fukuda Y, 2002. Pollination effectiveness of three bumblebee species on flowers of *Hosta sieboldiana* (Liliaceae) and its relation to floral structure and pollinator sizes. *Plant Spec. Biol.*, 17(2 – 3): 139 – 146.

Tian Y, Lan CZ, Xu J, Li XS, Li JS, 2016. Assessment of pollination and China's implementation strategies within the IPBES framework. *Biodivers. Sci.*, 24(9): 1084 – 1090. [田瑜, 兰存子, 徐靖, 李秀山, 李俊生, 2016. IPBES 框架下的全球传粉评估及我国对策. 生物多样性, 24(9): 1084 – 1090]

Vance N, Bernhardt P, Edens R, 2004. Pollination and seed production in *Xerophyllum tenax* (Melanthiaceae) in the Cascade Range of central Oregon. *Am. J. Bot.*, 91(12): 2060 – 2068.

vanEngelsdorp D, Hayes JJr, Underwood RM, Pettis J, 2008. A survey of honey bee colony losses in the U. S., fall 2007 to spring 2008. *PLoS ONE*, 3(12): e4071.

Vázquez D, Morris W, Jordano P, 2005. Interaction frequency as a surrogate for the total effect of animal mutualists on plants. *Ecol. Lett.*, 8(10): 1088 – 1094.

Wang JG, 2006. The Artificial Rearing Technology and Pollinating Behavior of *Chrysomya megacephala*. PhD Dissertation, Huazhong Agricultural University, Wuhan. [王俊刚, 2006. 大头金蝇 *Chrysomya megacephala* (Fabricius)人工饲养技术及授粉行为学的研究. 武汉: 华中农业大学博士学位论文]

Wang YX, Liu ZJ, Zhao ZG, Hou M, Zhang XR, Lü WL, 2018. Responses of floral longevity to pollination environments in 11 species from two alpine meadows. *Biodivers. Sci.*, 26(5): 510 – 518. [王玉贤, 刘左军, 赵志刚, 侯盟, 张小瑞, 吕婉灵, 2018. 青藏高原高寒草甸植物花寿命对传粉环境的响应. 生物多样性, 26(5): 510 – 518]

Wang ZL, Liu LD, Fang YM, 2005. Flowering characteristics and pollination ecology in *Tamarix chinensis* (Tamaricaceae) in the Yellow River Delta. *J. Trop. Subtrop. Bot.*, 13(4): 353 – 357. [王仲礼, 刘林德, 方炎明, 2005. 黄河三角洲柽柳的开花特性及传粉生态学研究. 热带亚热带植物学报, 13(4): 353 – 357]

Wang ZY, Wei DW, Yang MJ, Dan JG, 2003. The investigation of the varieties of mango insect pollinator in Guangxi and the preliminary observation on the habits and characteristics of the activities of such insects. *J. Guangxi Agric.*, (Suppl. 1): 155 – 158. [王助引, 韦德卫, 阳明剑, 但建国, 2003. 广西芒果传粉昆虫种类调查及活动习性初步调查. 广西农学报, (增刊 1): 155 – 158]

Wardhaugh CW, 2015. How many species of arthropods visit flowers? *Arthropod-Plant Inte.*, 9(6): 547 – 565.

Waser NM, Chittka L, Price MV, Williams NM, Ollerton J, 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology*, 77(4): 1043 – 1060.

Yang CF, Guo YH, 2005. Flower development in angiosperms: objective evaluation of pollination selection. *Chin. Sci. Bull.*, 50(23): 2575 – 2582. [杨春锋, 郭友好, 2005. 被子植物花部进化: 传粉选择作用的客观评价. 科学通报, 50(23): 2575 – 2582]

Yuan LC, Luo YB, Thien LB, Fan JH, Xu HL, Chen ZD, 2007. Pollination of *Schisandra henryi* (Schisandraceae) by female, pollen-eating *Megommata* species (Cecidomyiidae, Diptera) in south-central China. *Ann. Bot.*, 99(3): 451 – 460.

Zhang H, Huang JX, Williams PH, Vaissière BE, Zhou ZY, Gai QB, Dong J, An JD, 2015. Managed bumblebees outperform honeybees in increasing peach fruit set in China: different limiting processes with different pollinators. *PLoS ONE*, 10(3): e0121143.

Zhang ZQ, Li QJ, 2008. Autonomous selfing provides reproductive assurance in an alpine ginger *Roscoea schneideriana* (Zingiberaceae). *Ann. Bot.*, 102(4): 531 – 538.

Zoller H, Lenzin H, Erhardt A, 2002. Pollination and breeding system of *Eritrichium nanum* (Boraginaceae). *Plant Syst. Evol.*, 233(1): 1 – 14.

(责任编辑: 赵利辉)